

Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Biološki odsjek

Biogeografski dokazi evolucije

Biogeographical evidence of evolution

Ivan Bakšić

Molekularna Biologija

Molecular biology

izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2019.

Sadržaj

1. Uvod	1
2. Abiotiči i biotički čimbenici	3
2.1 Veličina prostora i geografska izoliranost.....	3
2.2 Klima.....	4
2.3 Tlo.....	5
2.4 Morske struje.....	6
2.5 Kompeticija	6
2.6 Predatorstvo.....	7
2.7 Rasprostranjenost.....	7
3. Izvori	9
4. Sažetak.....	15
5. Summary.....	16

1. Uvod

Ljudsko promatranje i bilježenje vrsta pojava je koja traje već tisućama godina. Iako su u početku zapisi geografske rasprostranjenosti imali ekonomsku svrhu (George W., 1969), tijekom dvadesetog stoljeća postojao je trend porasta kvalitete bilježenja, pregleda i distribucije informacija o rasprostranjenosti biljaka, životinja i bioloških zajednica. Tako se identificiranje geografskih karakteristika flore i faune, što se smatra odlikom biogeografije, vjerojatno pojavilo tijekom prvih pokušaja klasifikacije, odnosno tijekom razvoja taksonomije i sistematike (Spellerberg i Sawyer, 1999). Uskoro je biogeografija postala zasebna znanost te je opisana raznim definicijama. Jedna od njih bila je definicija biogeografije kao veze između biologije i geografije, koja proučava rasprostranjenost biološkog materijala na Zemljinoj površini i faktore odgovorne za uočene prostorne varijacije (Pears, 1977). Međutim, razvojem interdisciplinarnosti unutar znanosti bilo je potrebno proširiti definiciju biogeografije te je ona opisana kao studija prostornih rasprostranjenosti flore i faune na Zemlji u prošlosti i sadašnjosti u odnosu na okolišne faktore kao što su geologija, klima i tlo. Kao takva, biogeografija ovisi o opažanjima i konceptima drugih znanosti poput geografije, geoznanosti, biologije te, naročito, ekologije i paleontologije (Pitman, 2011). Preklapanjem biogeografije s raznim konceptima drugih znanosti razvile su njezine razne podvrste koje nemaju generalnu podjelu osim one predložene u radu Meadowsa (1985), gdje se biogeografija dijeli na biogeografiju prostorne tematike i onu ekološke tematike. Prostorna biogeografija zatim se dodatno razlaže na fitozoobiogeografiju, povijesnu biogeografiju i vikarijansko raspršenje, dok se biogeografija ekološke tematike dijeli na ekosisteme, paleoekologiju i otočnu biogeografiju. Dodatni tipovi biogeografije koji ovdje nisu navedeni su: disperzivna biogeografija, analitička biogeografija, regionalna biogeografija, taksonomska biogeografija i primijenjena biogeografija (Spellerberg i Sawyer, 1999). Od navedenih tipova prostorne biogeografije, povijesna biogeografija proučava kako se rasprostranjenost vrsta mijenjala tijekom vremena uslijed preraspodjele kopnenih masa, promjene klime i oceanskoga dna te kako su te promjene doprinijele evoluciji biota. Vikarijansko raspršenje istražuje zasebnu evoluciju odvojenih populacija nekada iste vrste koju je odvojila geografska barijera (planinski lanac, vodena barijera). S druge strane, paleoekološka istraživanja temelje se na fosilnim ostacima životinja i biljaka, kako bi se utvrdila njihova ekologija i uvjeti okoliša u kojima su živjeli. Otočna biogeografija istražuje bioraznolikosti na otočnim arhipelazima ovisno o geografskog izoliranosti i sposobnosti rasprostranjivanja taksonomskih skupina (Joseph, 2016). Na kraju, disperzivna biogeografija bavi se uzorcima i procesima rasprostranjivanja neke vrste (Spellerberg i Sawyer, 1999).

Upravo ove podvrste biogeografije preklapaju se s mnogim konceptima evolucijske biologije zbog čega istraživanja iz ovih područja sadrže mnoge dokaze za evolucijske procese. Naime, promatranjem današnjih i prošlih geografskih raspona vrsta moguće je odrediti kako su abiotički i biotički čimbenici te sposobnost rasprostranjivanja kroz vrijeme i prostor utjecali na njihovu ekologiju i evoluciju, pritom se koncentrirajući na evolucijske procese poput evolucije svojstava, specijacije i izumiranja (Fritz i sur., 2013). Međutim, tijekom vremena i u određenim prostorima, abiotički i biotički čimbenici te sposobnost rasprostranjivanja imali su različit utjecaj na evolucijske procese.

2. Abiotički i biotički čimbenici

2.1 Veličina prostora i geografska izoliranost

Veličina prostora i geografska izoliranost pripadaju skupini abiotičkih čimbenika. Način na koji prostor i izoliranost utječu na bogatstvo vrsta nekoga prostora opisan je 1967. u djelu *'Theory of Island Biogeography'* (MacArthur i Wilson, 2001), što je dovelo do utemeljenja otočne biogeografije. U ovoj se teoriji otokom smatra svaka izolirana jedinica koja je odvojena od okolnog, sličnog područja teško premostivom barijerom. U okvirima učinka abiotičkih čimbenika, teorija navodi da će se broj vrsta na otoku smanjivati s povećanjem udaljenosti od kopna te smanjenjem površine otoka. Obrnuto, povećanjem površine i smanjenjem udaljenosti, broj vrsta bit će veći. Bitno je naglasiti da se ovom teorijom pojam površine prvi put predstavio kao fizička veličina jer je u dotadašnjim tumačenjima površina zapravo bila mjera raznolikosti staništa, odnosno broj staništa bio je proporcionalan površini (Simberloff, 1974). Daljnje istraživanje Johnsona i sur. (1968) dovelo je u pitanje direktnu korelaciju između površine otoka i broja vrsta tvrdeći da sama površina nije dovoljan pokazatelj, već da je potrebno u teoriju uključiti i druge abiotičke čimbenike poput nadmorske visine i geografske širine. Time je površina, uz nadmorsku visinu, mjera ekološke varijabilnosti, dok je utjecaj geografske širine mjera okolišnog bogatstva (povećanjem geografske širine smanjuje se količina padalina, što sušna područja čini nepogodnima za naseljavanje). Uključivanjem ova tri parametra, dolazi se do snažnije korelacije između površine i broja vrsta. U ovome istraživanju potvrđena je korelacija između udaljenosti od kopna i broja vrsta. S druge strane, prema istraživanju Willersleva i sur. (2002) rađenom na Otočju Galápagos, ne postoji jasna korelacija između izoliranosti arhipelaga i broja vrsta, što je pokazatelj da je moguće postojanje iznimki od pravila.

Prostorna izoliranost glavni je pokretač evolucijskih procesa koje istražuje vikarijanska biogeografija. Ovu vrsta biogeografije predstavio je Leon Croizat 1958. godine kao model koji objašnjava disjunkciju vrsta uslijed pojave barijere umjesto posljedice rasprostranjivanja (Byrne, 2010). Među prvim otkrićima koja su dovela do razvoja teorije bilo je otkriće tektonike ploča koje je bacilo sumnju na teoriju rasprostranjivanja kao glavnog pokretača specijacije vrsta. Nakon toga je slijedilo otkriće filogenetske sistematike pomoću koje su se mogle rekonstruirati evolucijski odnosi različitih vrsta, odnosno odrediti zajednički predak. Ova saznanja dovela su do uspostavljanja vikarijanske paradigme koja se može podijeliti u dvije propozicije. Prva propozicija nalaže da je primarno objašnjenje disjunktivne distribucije između sestrinskih grupa upravo fragmentiranje široko rasprostranjene vrste predaka, dok

druga propozicija navodi kako uočavanje čim većeg broja takvog fenomena čini prvu paradigmu vjerodostojnijom (Wiley, 1988). Radovi Chavesa i sur. (2007, 2011) mogu poslužiti kao primjer utjecaja geografske izoliranosti na specijaciju vrsta. Naime, geološki podaci o periodima izdizanja Andi uslijed tektonskih procesa tijekom kasnog miocena i kroz pliocen poklapaju se sa periodima unutar kojih je došlo do grananja filogenetskog stabla roda kolibrića *Adelomyia*, što upućuje na činjenicu da je prostorna fragmentacija dovela do pojave alotropske specijacije unutar roda. Vjerodostojnost tvrdnje da je izdizanje Andi imalo vikarijanski utjecaj na lokalne populacije dodatno podupiru primjeri disjunkcija mnogih drugih taksona poput biljaka (Simpson, 1975), žaba tobolčara (Scanlan i sur., 1980), ptica (Brumfield i Capparella, 1996) i roda *Muscisaxicola* (Chesser, 2000).

2.2 Klima

Klima je još jedan abiotički čimbenik koji utječe na evolucijske procese na određenom području. Ona može na rasprostranjenost vrsta i njihovu evoluciju utjecati direktnim ili indirektnim putem tako da utječe na druge čimbenike. Direktni utjecaj odnosi se na migracije vrsta, njihovu prilagodbu i njihovo izumiranje uslijed promjena temperature i količine padalina, odnosno vlažnosti (Aitken i sur., 2008). Jedan od primjera je geološka prošlost Afrike gdje su u periodima glacijala niske temperature i suha klima pogodovale širenju zapadnoafričkih savana na račun nizinskih šuma (Dupont, 2011). Obrnuto, u periodima interglacijala, širenje afričkih kišnih šuma događalo se na štetu stepskih područja te je dovelo do prostorne izoliranosti, onemogućavajući tako migracije biljnih i životinjskih zajednica (Cowling i sur., 2008; Lorenzen i sur., 2012). Ovo je ujedno i pokazatelj posrednog utjecaja klime na takve zajednice jer klima utječe preko čimbenika geografske izoliranosti. Drugi način na koji klima može pomoću geografske izolacije ostvariti vikarijski utjecaj je snižavanje morske razine. Na temelju filogenetskih analiza i geoloških saznanja uočeni su slučajevi gdje su, danas prostorno odvojeni, otoci i kopno, kroz geološku prošlost, prolazili periode povezivanja uklanjanjem vodene prepreke koja je uzrokovala disjunkciju nekada istih vrsta. Ponovno uspostavljanje kopnenog mosta posljedica je klimatskih promjena koje su utjecale na promjenu morske razine. To je dovelo do ponovnog vala naseljavanja i utjecaja na bioraznolikost otoka (Jansa i sur., 2006; Kyriazis i sur., 2018). Obrnuto, snižavanje razine mora uslijed temperaturnih promjena uzrok je vikarijskog efekta unutar morskih sustava (Waters i sur., 2005), dok naknadno uspostavljanje simpatrije dovodi do integracije, izumiranja ili hibridizacije vrsta (Bowen i sur., 2001).

Količina padalina još je jedan bitan klimatski faktor u rasprostranjivanju vrsta i njihovog izumiranja. Suše su u prošlosti dovodile do izumiranja vegetacije, a time i lokalne faune, što je omogućilo naseljavanje oslobođenog područja vrstama prilagođenima na sušne uvjete (Smith i Botha-Brink, 2014). Slični procesi opažaju se i danas. Na primjer, u Harrisonovu radu (2000) opisano je kako je suša na području Bornea uzrokovala lokalno izumiranje raznih vrsta osa koje su sa smokvama imale mutualistički odnos u okviru razmnožavanja. S obzirom na to da se radi o vrsno-specifičnom odnosu, ova pojava posljedično je dovela do izumiranja nekoliko vrsti smokava jer nije došlo do repopulacije prostora vrstama osa od kojih je svaka vrsta ose odgovorna za razmnožavanje pojedine vrste smokve. Ovo je još jedan od primjera indirektnog utjecaja klime na živi svijet.

2.3 Tlo

U abiotičke čimbenike ubraja se i tlo. Koji će tip vegetacije rasti na tlu primarno ovisi o tri parametra: klimi, tipu tla i povijesti ekoloških poremećaja. Tipovi tla razlikuju se po svojem mikrobiotskom i kemijskom sastavu te svojoj propusnosti. Formacija različitih tipova tla ovisi o klimi i količini padalina zbog čega će određeno tlo biti karakteristično za određena geografska područja. Budući da razne skupine biljaka preferiraju određene tipove, njihova rasprostranjenost uglavnom će pratiti rasprostranjenost pripadajućeg tipa tla (Lomolino i sur., 2006). Mogući utjecaj tipa tla na dinamiku populacije i evoluciju naznačen je u radu Phillips i sur. (2004). Prema radu, u zapadnoj Amazoni gdje prevladavaju mlađa tla bogatija mineralima, dinamika naseljavanja i izumiranja stabala dvostruko je veća od istočnog dijela koji sadrži starija, siromašnija tla. Dodatni faktor tla je i njegova slanost. Tla koja sadrže visoke koncentracije natrija, klorida i sulfata nazivaju se halomorfnim tlima. Vrste prilagođene takvom tlu razvile su niz različitih adaptacija kojima kontroliraju osmotski tlak stanica te ionsku ravnotežu u njima (Lomolino i sur., 2006).

Uz navedene parametre, dodatni je parametar i mikrobiom tla. Utjecaj biljke na mikrobiom može dovesti do pozitivnog ili negativnog odgovora mikrobioma, što će u konačnici na biljku utjecati ili pozitivno ili negativno (Reinhart i Callaway, 2006). Pokazano je da taj odgovor mikrobioma može potencijalno imati ulogu u diversifikaciji vrsta i njihovoj evoluciji na način da utječe na njihovo razmnožavanje, gdje će negativni odgovor mikrobioma potaknuti spolno razmnožavanje biljaka, a pozitivni odgovor mikrobioma potaknuti nespolno razmnožavanje biljaka. (Bever i sur., 1997).

2.4 Morske struje

Morske struje kao abiotički čimbenik imaju važnu ulogu u rasprostranjivanju i izolaciji kopnenih i morskih vrsta. (Ali i Huber, 2010; Renner, 2004; Waters, 2008). Tako se morskim strujama mogu objasniti situacije u kojima je došlo do rasprostranjivanja isključivo kopnenih vrsta s kopna na otoke. Na primjer, naseljavanje Madagaskara kopnenim sisavcima tijekom paleogena nije bilo moguće pomoću kopnenih otoka, već je do njega došlo zbog morske struje koja je omogućavala naseljavanje kopna vjerojatno preko prirodnih splavova. Kasnije se, uslijed tektonike ploča i promjene položaja otoka, posljedično promijenio smjer kretanja morskih struja, ostavljajući tako Madagaskar izoliranim geografskim područjem za kopnene sisavce (Ali i Huber, 2010). Još jedan od mogućih utjecaja morskih struja zbog njihove promjene toka je vikarijski efekt na široko rasprostranjene morske vrste, što će u konačnici dovesti do alopatrijske specijacije vrsta (Bowen i sur., 2001; Waters i sur., 2004).

2.5 Kompeticija

Kompeticija je biotički čimbenik koji opisuje direktnu ili indirektnu interakciju organizama koja dovodi do promjene u fitnessu kada vrste dijele isti resurs (Lang i Benbow, 2013). Ona je u raznim istraživanjima predstavljena kao bitan faktor u zauzimanju ekoloških niša raznim vrstama (Cornell i Lawton, 1992; Terborgh i Faaborg, 1980; Wiens, 2011; Wiens i sur., 2011) U prošlosti se kompeticija smatrala čimbenikom odgovornim za njihovo zasićenje. Objašnjenje je bilo da utvrđivanje pozicije vrste unutar određene ekološke niše onemogućuje pristup ostalim vrstama da istu iskoriste (Terborgh i Faaborg, 1980). Međutim, dokazi poput tendencije da invazivne vrste povećavaju broj vrsta regije umjesto da dovode do izumiranja kroz kompeticiju, korelacije lokalnog broja vrsta s veličinom regionalnog bazena vrsta, korelacije povećanja lokalnog broja vrsta s brojem invazije istog područja drugim kladijem i povećanja lokalnog broja vrsta kroz vrijeme na temelju fosilnih nalaza, tu su tvrdnju doveli u pitanje. Mogućnost naseljavanja već zauzetih ekoloških niša može se objasniti tvrdnjom da određena vrsta ne iskorištava sve resurse koji joj stoje na raspolaganju, što omogućava pristup drugim vrstama (Wiens, 2011). Također, vrste nastale simpatrijskom specijacijom na nekom području neće nužno jedna drugu istisnuti iz zajedničke ekološke niše kompeticijskim isključenjem, već će suživot u istoj ekološkoj niši biti moguć međusobnim ograničavanjem evolucije svojstava koja se odnose na sporni resurs (Wiens i sur., 2011). Još jedan učinak kompeticije je i sprječavanje evolucije dodatnih ekomorfnih vrsta na nekom području.

Međutim, kompeticija neće imati utjecaj na simpatriju ekomorfnih vrsta unutar regije (Wiens, 2011).

Slučaj nedostatka kompeticije za razne resurse mogući je uzrok visoke stope diversifikacije uslijed adaptivne radijacije nakon što određeni kladij zauzme do sada neosvojena područja (Dawson i sur., 2013; Reddy i sur., 2012). Shodno tome, povećanje količine resursa također ima utjecaj na evoluciju vrsta na način da se proporcionalno količini dostupne energije mijenja masa organizma (McClain i sur., 2012; du Toit i Cumming, 1999; Wiens i sur., 2011).

2.6 Predatorstvo

Predatorstvo je biotički čimbenik koji opisuje odnos gdje jedan organizam, predator, ubija i jede drugi organizam, plijen. (Lang i Benbow, 2013). Predator i plijen utječu jedan na drugoga kroz konstantnu “utrku u naoružanju“, odnosno koevoluciju predatora i plijena, gdje plijen evoluirao na način da izbjegne predatora, dok predator, kao odgovor, evoluirao na način da se lakše domogne plijena (Dawkins i Krebs, 1979). S obzirom na tip predatorstva, evolucija obrambenih mehanizma plijena može ići u više smjerova (Hart, 2007). Također, prostorne varijacije predatora mogu se povezati s prostornim varijacijama plijena i obrnuto, što upućuje na to da specijacija predatora utječe na specijaciju plijena (Bowyer i sur., 1997; Bryant i sur., 1989, 1994).

2.7 Rasprostranjenost

Razumijevanje rasprostranjivanja vrsta potrebno je u potpunom tumačenju teorije otoka. Rasprostranjivanje se na teoriju nadovezuje kroz pojam ravnotežnog broja vrsta. Taj pojam opisuje fenomen gdje se “promet“/obrat (*turnover*) vrsta konstantno odvija, dok ukupan broj vrsta ostaje konstantan. Kao na primjeru broja vrsta, veći “promet“ očekivao bi se kod otoka s većom površinom i manjom udaljenošću od kopna (Simberloff, 1974). Nadalje, ponovno postizanje ravnotežnog broja nakon izumiranja životinjskih vrsta trajat će duže ako je otok udaljeniji od kopna (MacArthur i Wilson, 1963). U radu Heatwole i Levinsa (1972), prethodno izumiranju određen je udio vrsta u pojedinim prehranbenim skupinama te je pokazano da se ponovnim uspostavljanjem ravnotežnog broja paralelno uspostavlja i prethodno zabilježeni udio vrsta u prehranbenim skupinama. Konačno, iako će stopa obrata ostati konstantna, s vremenom će se ravnotežni broj vrsta povećavati kako će evolucijom vrste bolje

koegzistirati i imati bolje prilagodbe na lokalni okoliš (Simberloff i Wilson, 1970). Na temelju ovih opažanja i opažanja navedenih u prijašnjem poglavlju (2.1 Veličina prostora i geografska izoliranost), dolazi se do zaključka da teorija otoka pojašnjava učinak abiotičkih čimbenika rasprostranjivanja na dinamiku vrsta kroz izumiranje i specijaciju te omogućuje predviđanje potencijalnog broja vrsta nenastanjenog otoka s obzirom na njegovu veličinu i udaljenost od kopna.

Dugi je niz godina znanstvena paradigma glasila da informacija o rasprostranjenosti vrsta može ukazivati na njihovu relativnu starost. Objašnjenje je bilo to da je starija vrsta imala više vremena za proces rasprostranjivanja. (Wills, 1922) Spor oko paradigme još je uvijek aktualan, što pokazuju radovi koji i danas tu teoriju dokazuju i opovrgavaju (Paul i sur., 2009; Schurr i sur., 2007), čime pitanje korelacije rasprostranjenosti i starosti vrsta ostaje nerazriješeno. Međutim, rad Browna (1984) navodi kako je rasprostranjenost vrsta proporcionalna njihovoj lokalnoj gustoći te da se ta gustoća smanjuje od centra područja rasprostranjenosti pa prema njenim granicama. Ova tvrdnja dodatno se razrađuje u radu Gavrilets i Vosea (2000) gdje se navodi da će vrsta manje rasprostranjenosti imati veću stopu diversifikacije jer se povećanjem površine rasprostranjenosti vrste smanjuje mogućnost parapatrijske specijacije. S druge pak strane, argument da široko rasprostranjene vrste imaju veću stopu diversifikacije proizlazi iz tvrdnje da te vrste imaju manju stopu izumiranja zbog čega imaju veću šansu ostavljanja potomstva (Gaston, 1998). Ova tumačenja ostavljaju otvoreno pitanje postojanja korelacije između rasprostranjenosti i specijacije vrsta.

3. Izvori

- Aitken, S., Yeaman, S., Holliday, J., Wang, T., i Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95-111.
- Ali, J., i Huber, M. (2010). Mammalian biodiversity on Madagascar controlled by ocean currents. *Nature*, 463(7281), 653-656.
- Bever, J. D., Westover, K. M., i Antonovics, J. (1997). Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, 561-573.
- Bowen, B. W., Bass, A. L., Rocha, L. A., Grant, W. S., i Robertson, D. R. (2001). Phylogeography of the trumpetfishes (Aulostomus): ring species complex on a global scale. *Evolution*, 55(5), 1029-1039.
- Bowyer, R., Van Ballenberghe, V., i Kie, J. (1997). The Role of Moose in Landscape Processes: Effects of Biogeography, Population Dynamics, and Predation. *Wildlife And Landscape Ecology*, 265-287.
- Brown, J. (1984). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279.
- Brumfield, R. T., i Capparella, A. P. (1996). Historical diversification of birds in northwestern South America: a molecular perspective on the role of vicariant events. *Evolution*, 50(4), 1607-1624.
- Bryant, J. P., Swihart, R. K., Reichardt, P. B., & Newton, L. (1994). Biogeography of woody plant chemical defense against snowshoe hare browsing: comparison of Alaska and eastern North America. *Oikos*, 385-395.
- Bryant, J., Tahvanainen, J., Sulkinoja, M., Julkunen-Tiitto, R., Reichardt, P., i Green, T. (1989). Biogeographic Evidence for the Evolution of Chemical Defense by Boreal Birch and Willow Against Mammalian Browsing. *The American Naturalist*, 134(1), 20-34.
- Byrne, J., 2010. *Encyclopedia of geography*. Thousand Oaks, CA: SAGE Publications, Inc.
- Chaves, J., Weir, J., i Smith, T. (2011). Diversification in Adelomyia hummingbirds follows Andean uplift. *Molecular Ecology*, 20(21), 4564-4576.

- Chaves, J. A., Pollinger, J. P., Smith, T. B., i LeBuhn, G. (2007). The role of geography and ecology in shaping the phylogeography of the speckled hummingbird (*Adelomyia melanogenys*) in Ecuador. *Molecular phylogenetics and evolution*, 43(3), 795-807.
- Chesser, R. (2000). Evolution in the High Andes: The Phylogenetics of *Muscisaxicola* Ground-Tyrants. *Molecular Phylogenetics And Evolution*, 15(3), 369-380.
- Cornell, H., i Lawton, J. (1992). Species Interactions, Local and Regional Processes, and Limits to the Richness of Ecological Communities: A Theoretical Perspective. *The Journal Of Animal Ecology*, 61(1), 1.
- Cowling, S. A., Cox, P. M., Jones, C. D., Maslin, M. A., Peros, M., i Spall, S. A. (2008). Simulated glacial and interglacial vegetation across Africa: implications for species phylogenies and trans-African migration of plants and animals. *Global Change Biology*, 14(4), 827-840.
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1979). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 205(1161), 489-511.
- Dawson, M.N., Algar, A.C., Antonelli, A., Dávalos, L.M., Davis, E., Early, R., Guisan, A., Jansson, R., Lessard, J.P., Marske, K.A. i McGuire, J.L. (2013). An horizon scan of biogeography. *Frontiers of biogeography*, 5(2).
- Dupont, L. (2011). Orbital scale vegetation change in Africa. *Quaternary Science Reviews*, 30(25-26), 3589-3602.
- Fritz, S., Schnitzler, J., Eronen, J., Hof, C., Böhning-Gaese, K., i Graham, C. (2013). Diversity in time and space: wanted dead and alive. *Trends In Ecology & Evolution*, 28(9), 509-516.
- Gaston, K. J. (1998). Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353(1366), 219-230.
- Gavrilets, S., Li, H., i Vose, M. D. (2000). Patterns of parapatric speciation. *Evolution*, 54(4), 1126-1134.
- George, W. (1969). *Animals and Maps*. London: Secker and Warburg.

- Harrison, R. (2000). Repercussions of El Niño: drought causes extinction and the breakdown of mutualism in Borneo. *Proceedings Of The Royal Society Of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1446), 911-915.
- Hart, D. (2007). Predation on primates: a biogeographical analysis. In *Primate anti-predator strategies* (pp. 27-59). Springer, Boston, MA.
- Heatwole, H., i Levins, R. (1972). Trophic Structure Stability and Faunal Change during Recolonization. *Ecology*, 53(3), 531-534.
- Jansa, S., Barker, F., i Heaney, L. (2006). The Pattern and Timing of Diversification of Philippine Endemic Rodents: Evidence from Mitochondrial and Nuclear Gene Sequences. *Systematic Biology*, 55(1), 73-88.
- Johnson, M. P., Mason, L. G., i Raven, P. H. (1968). Ecological parameters and plant species diversity. *The American Naturalist*, 102(926), 297-306.
- Joseph, F. N. (2016). The Scope of the Biogeography as a Field of Study on Interaction between Ecological Factors and Human Beings.
- Kyriazis, C., Alam, B., Wjodyla, M., Hackett, S., Hosner, P., i Mays, H. et al. (2018). Colonization and diversification of the white-browed shortwing (Aves: Muscicapidae: Brachypteryx montana) in the Philippines. *Molecular Phylogenetics And Evolution*, 121, 121-131.
- Lang, J. M. i Benbow, M. E. (2013) Species Interactions and Competition. *Nature Education Knowledge* 4(4):8
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Brown, J. H., i Brown, J. H. (2006). *Biogeography* (No. QH84 L65 2006). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Lorenzen, E. D., Heller, R., i Siegismund, H. R. (2012). Comparative phylogeography of African savannah ungulates 1. *Molecular ecology*, 21(15), 3656-3670.
- MacArthur, R. H., i Wilson, E. O. (2001). *The theory of island biogeography* (Vol. 1). Princeton university press.
- MacArthur, R. H., i Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17(4), 373-387.

- McClain, C. R., Gullett, T., Jackson-Ricketts, J., i Unmack, P. J. (2012). Increased energy promotes size-based niche availability in marine mollusks. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(7), 2204-2215.
- Meadows, M. (1985). Biogeography. *South African Geographical Journal*, 67(1), pp.40-61.
- Paul, J., Morton, C., Taylor, C., i Tonsor, S. (2009). Evolutionary Time for Dispersal Limits the Extent but Not the Occupancy of Species' Potential Ranges in the Tropical Plant Genus *Psychotria* (Rubiaceae). *The American Naturalist*, 173(2), 188-199.
- Pears, N., (1977). *Basic Biogeography*. London: Longman.
- Phillips, O.L., Baker, T.R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A. i Neill, D.A. (2004). Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443), pp.381-407.
- Pitman, J., (2011). *Biogeography*. s.l.:University of London
- Reddy, S., Driskell, A., Rabosky, D. L., Hackett, S. J., i Schulenberg, T. S. (2012). Diversification and the adaptive radiation of the vangas of Madagascar. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1735), 2062-2071.
- Reinhart, K., i Callaway, R. (2006). Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170(3), 445-457.
- Renner, S. (2004). Plant Dispersal across the Tropical Atlantic by Wind and Sea Currents. *International Journal Of Plant Sciences*, 165(S4), S23-S33.
- Scanlan, B. E., Maxson, L. R., i Duellman, W. E. (1980). Albumin evolution in marsupial frogs (Hylidae: Gastrotheca). *Evolution*, 222-229.
- Schurr, F., Midgley, G., Rebelo, A., Reeves, G., Poschlod, P., i Higgins, S. (2007). Colonization and persistence ability explain the extent to which plant species fill their potential range. *Global Ecology And Biogeography*, 16(4), 449-459.
- Simberloff, D. S. (1974). Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual review of Ecology and Systematics*, 5(1), 161-182.
- Simberloff, D. S., i Wilson, E. O. (1970). Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization. *Ecology*, 51(5), 934-937.

- Simpson, B. (1975). Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology*, 1(3), 273-294.
- Smith, R., i Botha-Brink, J. (2014). Anatomy of a mass extinction: Sedimentological and taphonomic evidence for drought-induced die-offs at the Permo-Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 396, 99-118.
- Spellerberg, I., i Sawyer, J. (1999). *An introduction to applied biogeography*. Cambridge [England]: Cambridge University Press.
- Terborgh, J., i Faaborg, J. (1980). Saturation of Bird Communities in the West Indies. *The American Naturalist*, 116(2), 178-195.
- du Toit, J., i Cumming, D. (1999). *Biodiversity And Conservation*, 8(12), 1643-1661.
- Waters, J. M. (2008). Driven by the West Wind Drift? A synthesis of southern temperate marine biogeography, with new directions for dispersalism. *Journal of Biogeography*, 35(3), 417-427.
- Waters, J. M., King, T. M., O'loughlin, P. M., i Spencer, H. G. (2005). Phylogeographical disjunction in abundant high-dispersal littoral gastropods. *Molecular Ecology*, 14(9), 2789-2802.
- Waters, J. M., O'Loughlin, P. M., i Roy, M. S. (2004). Molecular systematics of some Indo-Pacific asterinids (Echinodermata, Asteroidea): does taxonomy reflect phylogeny?. *Molecular phylogenetics and Evolution*, 30(3), 872-878.
- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2336-2350.
- Wiens, J., Pyron, R., i Moen, D. (2011). Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, 14(7), 643-652.
- Wiley, E. (1988). Vicariance Biogeography. *Annual Review Of Ecology And Systematics*, 19(1), 513-542.
- Willerslev, E., Hansen, A., Nielsen, K., & Adersen, H. (2002). Number of endemic and native plant species in the Galapagos Archipelago in relation to geographical parameters. *Ecography*, 25(1), 109-119.

Wills, J. (1922). *Age and area: a study in geographical distribution and origin of species*.
Cambridge [England]: Cambridge University Press.

4. Sažetak

Biogeografija je znanost koja proučava rasprostranjenost vrsta na Zemlji u prošlosti i sadašnjosti u odnosu na okolišne faktore koji su na tu rasprostranjenost mogli utjecati. Kao interdisciplinarna znanost, biogeografija sadrži mnoštvo podvrsta. Neke od njih, poput povijesne biogeografije, vikarijskog raspršenja, paleoekologije, otočne biogeografije te disperzivne biogeografije, dijele zajedničke točke s evolucijskom znanosti te povezuju okolišne faktore s evolucijskim procesima. Cilj je ovog rada na temelju podataka iz biogeografskih istraživanja i na pojedinim primjerima objasniti kako i u kojoj mjeri abiotički i biotički čimbenici te rasprostranjenost utječu na evolucijske procese specijacije, izumiranja te evolucije svojstava. Faktori poput veličine prostora, geografske izoliranosti te rasprostranjivanja vrsta obuhvaćeni su u otočnoj teoriji. Ovi čimbenici do izražaja dovode evolucijske procese specijacije i izumiranja. Drugi abiotički faktori poput klime, uzdizanja planinskih lanaca te smjera morskih struja, odnosno tektonike ploča, mogu dovesti do vikarijskog fenomena te, u konačnici, specijacije vrsta. Nadalje, mineralni i mikrobni sastav tla utječe na brzinu diversifikacije vrsta, dok je prisutnost kompeticije, odnosno njena odsutnost, uzrok specijacije vrsta i evolucije svojstava. Uz kompeticiju, evolucija svojstava vrsta također dolazi do izražaja u predatorstvu. U konačnici, buduća istraživanja mogla bi dati uvid u stopu specijacije vrsta na temelju njihove rasprostranjenosti. Time su ovim radom obuhvaćeni svi bitniji utjecaji biotičkih i abiotičkih faktora odgovornih za evoluciju vrsta.

5. Summary

Biogeography is the science that studies the distribution of species on Earth in the past and present with respect to environmental factors that may have influenced that distribution. As an interdisciplinary science, biogeography is composed of many sub studies. Some of those sub studies, such as history biogeography, vicariance dispersal, paleoecology, island biogeography and dispersive biogeography, share common ground with the study of evolution. As a matter of fact, studies mentioned above help to explain the link between environmental factors and evolutionary processes. The goal of this review paper is to explain how and in what degree dispersal, abiotic and biotic factors influence speciation, extinction and trait evolution, based on information from biogeographical studies and certain examples. For example, factors covered in the island theory, such as area, geographical isolation and dispersal of species are the causes of speciation and extinction processes. Other abiotic factors, such as climate, mountain range elevation, sea currents and tectonic processes, can lead to a vicariance phenomenon, and ultimately, species speciation. Furthermore, mineral and microbial composition of soil can affect the rate of species diversification, while the presence or absence of competition between species may lead to species variation and trait evolution. Alongside competition, predation can also be the leading cause of trait evolution. In the end, future research may eventually shed some light on the connection between the rate of species speciation and their distribution. With that, this paper covers all major affects of biotic and abiotic factors responsible for the evolution of species.